植 物 分 类 学 报 43(5): 403–419(2005) doi:10.1360/aps050014
Acta Phytotaxonomica Sinica http://www.plantsystematics.com

· 综述 ·

# 浅评当今植物系统学中争论的三个问题
# ——并系类群、谱系法规和系统发育种概念

汤彦承 路安民

(中国科学院植物研究所系统和进化植物学重点实验室 北京 100093)

# Paraphyletic group, PhyloCode and phylogenetic species —the current debate and a preliminary commentary

TANG Yan-Cheng LU An-Ming

(*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093, China)

**Abstract** In this essay, three currently hotly debated issues in biological systematics, i.e., the paraphyletic group, the PhyloCode, and the phylogenetic species concept, have been briefly reviewed. (1) It is widely acknowledged that cladistics has made some positive contributions to the study of systematics. In particular, the employment of outgroup analysis for assessing character polarities, the application of synapomorphies to the inference of relationships between taxa, and the use of cladistic methods for reconstructing phylogeny, have all greatly facilitated the improvement of systematic approaches. A fatal flaw in cladistics is its refusal to accept paraphyletic groups. Frankly, we are adherents and practitioners of phyletics, and hence consider paraphyletic groups to be acceptable. For example, an AFLP analysis has shown that *Zabelia* (Caprifoliaceae) can be included in *Abelia*, but the members in *Zabelia* differ from those in *Abelia* not only in pollen morphology, but also in having persistent petioles dilated and connate at base, thus enclosing axillary buds, characters of adaptive significance obtained possibly when *Zabelia* members entered a new ecological niche, so we consider that they are better treated as two independent genera, though indeed such a treatment makes *Abelia* paraphyletic. (2) Some cladists pointed out that as the tool for communication and the system for information storage and retrieval, biological nomenclature is required to be unambiguous, unique and stable. They criticise the Linnaean rank-based system of nomenclature for failing to satisfy such requirements for the naming of clades and species. To address this problem, the PhyloCode is proposed in recent years, in which three definitions for clade naming are given, i.e., the node-based, the stem-based, and the apomorphy-based. We are of the opinion that since the Linnaean binominal system of botanical nomenclature has existed for nearly 250 years, the rejection of this system and the adoption of the PhyloCode would create a state of chaos in botanical nomenclature. This does not mean that there exist no merits in the proposals made by the PhyloCode supporters. We suggest that further studies should be conducted for its practical application. (3) It has been well known that there are many problems with the application of the biological species concept in plants, and thus at the present time the majority of plant systematists actually

2005-02-01 收稿, 2005-05-27 收修改稿。

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(30130030) (Supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 30130030))。

seldom use this concept in their practical work. The rapid development of cladistic approach has motivated the proposal of the phylogenetic species concept. This species concept is established based on three criteria, i.e., the autamorphy, the diagnosability and the basal exclusivity, hence the autamorphy species concept, the diagnosability species concept, and the genealogical concept are created respectively. Nevertheless, the morpho-geographical species concept is still predominantly adopted in plant systematics. When using this species concept, however, we should also take into account the data from other sources, particularly those from pollination biology, breeding system and molecular systematics.

**Key words** paraphyletic group, PhyloCode, phylogenetic species concept.

摘要 一般来讲,进化学派承认分支学派对系统学的研究作出了有意义的贡献,如应用分支分析方法重建系统发育,应用共有衍征确定分类群之间的分支关系以及应用外类群方法来判断性状的极性等,都对系统学的方法有所改进。但分支学派的致命缺点是拒绝接受并系类群。我们属于进化学派,认为并系类群是可以接受的。例如,根据分子资料分析,*Zabelia*属可以包括于*Abelia*属内。*Zabelia*属不但在花粉上和*Abelia*属不同,可能由于它占有了新的生态位,获得了新的特征,如叶柄基部膨大两两联合,并宿存以保护腋芽。有理由认为它们应独立成属,并不由于*Zabelia*属从*Abelia*属分出而使后者成为一个并系类群而把它们合并。分支学派的一些学者认为生物名称作为交流的工具和生物信息储存系统应有明晰的、唯一的和稳定的特性。但具等级的林奈命名系统并不具有这些特性来命名分支和种。最后,PhyloCode被提出。PhyloCode对分支的命名方法有3种,即分支结点定义、分支基干定义和衍征定义。我们认为林奈命名系统作为传媒系统在生物学界的应用已近250年,若要废弃它而采用PhyloCode,必然会在命名方面引起一片混乱。但我们并不是说PhyloCode的拥护者所提出的建议一无是处,我们建议他们宜继续进行研究。由于应用生物学种概念于植物界产生了许多问题,因此多为植物系统学家所抛弃。分支学派的兴起,推动了系统发育种概念的提出。该概念基于3个特征,即自征、区别特征和基本排它,因此分别命名为自征种概念、特征种概念和谱系种概念。事实上,目前大多数植物系统学家仍然应用着形态–地理学种概念,但我们在划分种时,必须有尽可能多的资料,特别是要将传粉、繁育系统、分子系统学资料和形态学资料结合起来。

关键词 并系类群; 谱系法规; 系统发育种概念

Stevens(2000)为庆祝《Taxon》杂志创刊50周年,撰写了《Botanical systematics 1950–2000: change, progress, or both?》一文,对上一世纪后50年的系统学作了全面概括,诸如50年代表征学派(phenetics)的兴起,70年代分支学派(cladistics,即系统发育学派phylogenetics)的普及,90年代后各种系统学分析方法的大量发展,以及分子资料在系统学上的广泛应用,可谓内容丰富。关于三大学派[除上述两种外,加上进化学派(phyletics)]对系统学所作贡献,限于作者水平和本文篇幅,本文不多加讨论。况本文作者之一路安民(1985)在20年前已对此有过叙述,并对唇形超目做过分支分析(Lu, 1990)。鉴于我国植物系统学工作者大都忙于研究一些具体类群的分类和系统发育问题,对当前植物系统学上争论的3个基本问题——并系类群(paraphyletic group)、谱系法规 (PhyloCode)和系统发育种的概念(phylogenetic species concept)似尚少关注,而上述Stevens文中也少涉及。我们自不量力,撰此短文以飨读者。我们力求除简述对立双方观点之外,也略表己见,但对这些问题的哲理背景,决非我们力所能及,也非本短文所能涵盖,故从略。

## 1 单系类群(monophyletic group)和并系类群(paraphyletic group)

在讨论之前,对Hennig(1966)提出的3种类群——单系类群、并系类群和复系类群

(polyphyletic group)的含义有一致的理解,实有必要。对它们的界定即使在分支学派内也曾经热烈争论过,后经Forey(1983)予以总结,认为有些界定的方法尽管繁琐,但仍不违背Hennig的原意,故本文仍按Hennig的原意来讨论。

根据Hennig (1966: 73)对单系类群的定义如下“ A monophyletic group is a group of species descended from a single (“ stem”) species, and which includes all species descended from this species. Briefly, a monophyletic group comprises all descendants of a group of individuals that at their time belonged to a (potential) reproductive community, i.e. to a single species. ”。这个定义有两层意义。单系类群必须包括一个祖先种的所有后裔,及所有后裔在那时尚属于一个繁育集团,即属于一个种。但进化学派对这个术语有完全不同的理解,如Simpson(1961: 124)对它的含义是“ Monophyly is the derivation of a taxon through one or more lineages (temporal succession of ancestral-descendant populations) from one immediately ancestral taxon of the same or lower rank ”, 其意为一个分类群由其一个直接同等级或较低等级的祖先的一条或多条传代线演化而来。Mayr (1974: 104) 也认为“ …the term monophyletic, ever since Haeckel, has been applied to groups which satisfied two conditions: 1. the component species, owing to their characteristics, are believed to be each other’s nearest relatives, and 2. they are all inferred to have descended from the same common ancestor. ”。其意也是说这个类群的成员种之间,由其特征来看,它们彼此被认为是最亲缘的,推断它们是从一个祖先演化而来。对此,我们从前也讨论过(汤彦承,路安民, 2003)。Ashlock(1974)有鉴于此,建议将Hennig的monophyly改为全系(holophyly),其定义为“ 一个全系类群是一个最晚共同祖先的全部后裔都包括在内的单系类群 ”,而将单系(monophyly)定义为“ 一个单系类群,其最晚的共同祖先是该类群的一个分支系统成员(马黎元译, 1983)。尽管进化学派和分支学派(cladistics)之间对单系类群有不同的理解,但在本文讨论时仍按Hennig的含义进行,这样才能有共同之“ 的 ”,达到有“ 的 ”放矢。

“ 并系类群 ”这一术语是Hennig(1966: 146)针对“ 单系类群 ”和“ 复系类群 ”而创立,若单系类群的后裔的相似性是基于共有衍征(synapomorphy)的话,那么“ 并系类群 ”的后裔的相似性是基于共有祖征(symplesiomorphy),从他1966年一书所附的第45图看,两者的区别在于,单系类群是包括一个最近共同祖先所产的全部后裔,而并系类群仅包括一个最近共同祖先所产的部分后裔。当然,并系类群有时与Hennig的“ 复系类群 ”相混,但后者后裔的相似性是基于趋同演化(convergence)的。不过汤彦承和路安民(2003)对“ 复系类群 ”的理解也与Hennig所给的定义不同,因与本文讨论无涉,故不赘。

分支学派认为只有严格的单系类群才是演化的自然产物,因为共同祖先的全部后裔是一个完整系统,而将部分后裔的某些特征予以重视,把它们从一个完整系统中独立出来,使另一部分后裔成为并系类群,完全是由进化学派“ 创造 ”出来的(Donoghue & Cantino, 1988: 111)。这个思想在Hennig(1965: 105)一文中早已充分表达出来,认为在系统发育系统中,只有单系类群才被接受,复系类群和并系类群应一律被排除在外。

经过上个世纪60–80年代在系统学界热烈争论之后,一般系统学家大都肯定分支学派应用共有衍征来确定分类群的分支关系(cladistic relationship),和利用外类群分析法(outgroup analysis)来确定性状的极性(character polarity)等,对系统学的研究作出了贡献。

但在批评分支学派只接受单系类群而排斥并系类群这一观点时,进化学派的代表人物Cronquist(1987: 33)明确指出,这是分支学派的致命弱点,但不可思议的是,有些正统分支学派者(cladist)还把这一观点视为信条。

沉寂了一段时期,在上个世纪末,系统学界对是否要接受并系类群又展开了一次大讨论。这次讨论是由Brummitt(1996)在参加一次讨论非洲植物多样性会议上发表题为《保卫并系分类群》的报告所引起的,因为他在近年来听到和看到许多朋友把从前确认的一些科,经过分支分析,发现其为并系类群而抛弃。如Judd等(1994)对6个科对(family pair),即Apocynaceae 和 Asclepiadaceae, Araliaceae 和 Apiaceae, Capparaceae 和 Brassicaceae, Caprifoliaceae、Dipsacaceae和Valerianaceae, Moraceae和Urticaceae, Sapindaceae、Aceraceae和Hippocastanaceae进行了分析,认为一些并系类群应该合并,如Sambucaceae(包括*Viburnum* L.)应合并于Adoxaceae, Araliaceae应合并于Apiaceae, Asclepiadaceae应合并于Apocynaceae, Capparaceae应合并于Brassicaceae, Fumariaceae应合并于Papaveraceae, Aceraceae和Hippocastanaceae应合并于Sapindaceae, Moraceae、Cannabaceae和Cecropiaceae应合并于Urticaceae。他们还指出或许同样的情况也存在于下列这些科:Bombaceae和Malvaceae, Clusiaceae 和 Hypericaceae, Ehretiaceae 和 Boraginaceae, Flacourtiaceae 和 Salicaceae, Myrsinaceae和Primulaceae, Verbenaceae和Lamiaceae。他们还预测若今后广泛应用分子和形态性状作分支分析,“科”的界限将会有更大变动,如有些单系科和并系科要合并,有些并系科如Flacourtiaceae、Phytolacaceae、Liliaceae、Loganiaceae、Saxifragaceae和Simaroubaceae则要细分。

我们现从下面几个方面来说明,在系统发育分类(phylogenetic classification——在这里是指根据Hennig的分支系统学原则所建立的分类)中为什么要拒绝接受并系类群?而并系类群为什么在林奈分类(Linnaean classification)中是不可避免的?林奈分类是针对“系统发育分类”创造出来的(Brummitt, 1997; van Welzen, 1997), 指的就是现在应用的传统分类,其名虽不合适,但目前大家都了解其意,并已应用习惯,所以本文只能从众。图1表示两种分类及它们所依据的模型。

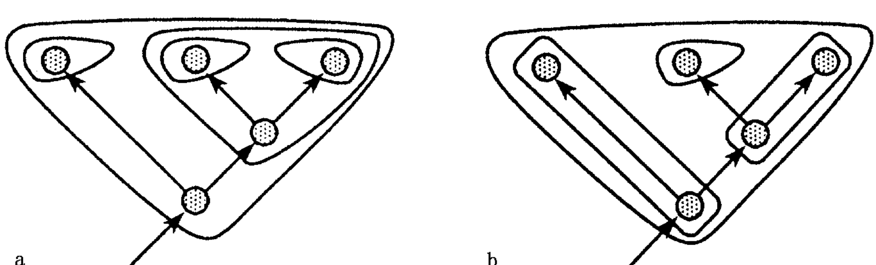
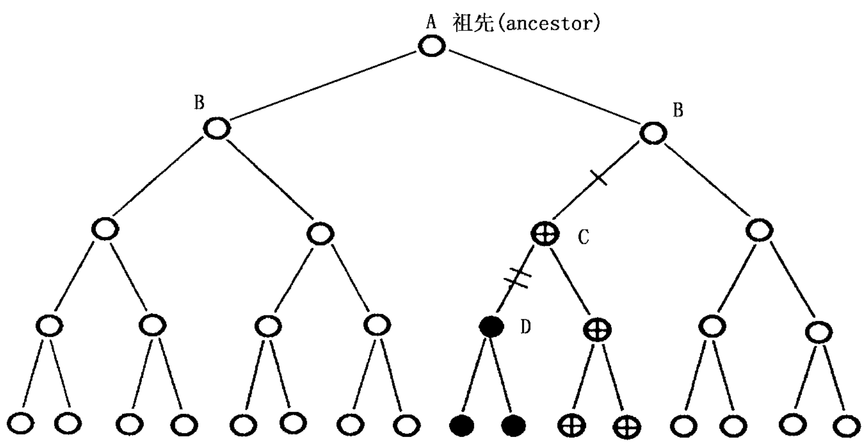



**图1** 两种分类分别基于两种模型 a, 示系统发育分类所依据的模型; b, 示林奈分类所依据的模型。具点的圆圈表示种。箭头表示成种事件。(从Sosef, 1997)

**Fig. 1.** Diagrams showing two classifications according to two models. a, Phylogenetic classification; b, Linnaean classification. Stippled circles refer to species. Arrows represent speciation events. (From Sosef, 1997)

(1)系统发育分类所依据的模型为图1中的a,林奈分类所依据的模型为图1中的b,它们是不同的。前者将分类实体仅依据祖裔关系(ancestral-descent relationship)一个特征来进行;后者除了祖裔关系外,还加上后裔的变异(modification),是基于二个特征来进行的,与达尔文的进化论吻合。假定模型中的实体为种,模型a的种上一级分类群(假定为属)则不包括其干种(stem species, 这里指祖先种),而模型b才将其干种纳入种上一级分类群(属)。如此,当在这个属分为两个组时,那么在模型a中的干种就不能归入两个组中的任何一个组。此外,在林奈分类的生物阶层要按其等级(rank),根据一定的顺序来排列,如按界、门、纲、目、科、属、种来排列。换言之,一个种必须隶属于一个属,一个属必须隶属于一个科,所谓阶层的相互隶置(internesting)。另外,一个属内的种不能既隶于这个属,同时又隶于另外一个属,所谓分类群是相互排斥的(mutually exclusive)。而系统发育分类所得到的分支,虽也是相互隶置的,但因为是无等级的,故不是相互排斥的。进化学派认为分支学派混淆了上述这些思想,硬要把他们所得的分支结果纳入林奈分类的系统中,这可能便是他们错误所在的深层背景(Sosef, 1997; Brummitt, 1997)。

(2)设想在一个祖先的全部后裔中,若有一部分后裔由于各种原因(如到达另一新生态环境,或基因发生突变……等)而获得了新的特征,根据林奈分类系统,必然要将这一部分后裔独立出来,成为新的类群,而使原有一部分后裔的类群成为并系类群,假如根据系统发育分类的原则,拒绝接受并系类群,势必如上述Judd等人所为,将并系类群的科合并而成单系类群。从理论上来讲,这样的合并可能要一层套一层地进行下去,甚至一直合并到最原始的祖先(图2)。




单斜线和双斜线分别表示C分支和D分支获得的新性状; ○, ⊕和●分别为B、C和D分支的成员。
Single oblique bar and double oblique bars representing new characters gained by C and D clades respectively; ○, ⊕ and ● representing members of clade B, C and D respectively.

**图2**　从一个祖先到其后代的极其简化图(基于Brummitt (1997),稍作修改)
**Fig. 2.**　Very simplified diagram of descents from an ancestor. (modified from Brummitt, 1997)

若按照系统发育分类,祖先A包括全部B、C、D三个分支。按照林奈分类系统,C和D分支可分别独立出来。试问若A还有祖先X,则按照系统发育分类,是否还要将A合并于其祖先X的哪一部分？势必最终成为一个最原始的祖先。有人称这种现象为可伸缩的望远镜

效应,或被讥为俄罗斯的套娃玩具。

(3)系统发育分类忽略了进化级(grade)在演化中的作用。在演化过程中,传代线的分裂过程(cladogenesis)使分支由少变多。若传代线的一部分进入另一个新的小生态位(ecological niche)或一个全新适应区,使它变得同另一部分不同或极为不同,这就是进化级。实际上,演化中最有趣的现象之一,正是存在着大大小小的进化级。林奈分类就是提醒人们非但要重视分支分裂,还要重视这些进化级,而系统发育分类就是漠视进化级而只重视分支分裂,这便是他们拒绝接受并系类群的重要原因(Mayr, 1974)。

我们(汤彦承,路安民, 2003)认为生物系统只能依靠所有已得到的证据进行推断而重建,演化是一个历史过程,分类当尽量反映系统,但两者不能相混。我们现在所见到的只是在演化长河中各个传代线在不断地分歧、发展和灭亡过程中保存下来的类群。Stuessy(1990: 141)认为现存类群之间有着4种亲缘关系,即分支的(cladistic)、表征的(phenetic)、时间的(chronistic)和patristic(指在传代线内的性状的变异)的。我们认为不能只重视分支关系,因为演化不仅仅只是传代线的分裂。我们属于进化学派,虽然也接受分支分析得到的某些结果,但不拒绝并系类群,认为并系类群在分类系统中应有其地位。试举一例为证,最近我们的同事周世良等(2004)对忍冬科的广义六道木属*Abelia* R. Br.作了分子系统学研究,在他们分析结果中,六道木属的两个组(sect. *Abelia*和sect. *Zabelia*)恰是两个分支,他们认为即使将两个组提升为属,仍然是姊妹关系,因而不分。我们(汤彦承,李良千, 1994)不同意他们的观点,认为sect. *Zabelia*宜和sect. *Abelia*分别独立成属为好。前者与后者的区别不仅在花粉上,在形态上也有,如叶柄基部扩大两两连合,包住腋芽,并宿存而使枝节膨大。这种性状的差别似和两者的分布和生长条件不同有关。它们的分布在东亚地区虽有重叠,但sect. *Zabelia*种类可延至喜马拉雅地区、巴基斯坦、阿富汗直到西天山,在尼泊尔可生长至海拔4200 m。我们认为sect. *Zabelia*是广义的*Abelia*的一个分支,在高寒生态条件下或许使它获得腋芽为叶柄所包裹这种适应特性。我们不忌讳由于sect. *Zabelia*从广义的*Abelia*属分出而使后者成为并系类群,故赞成两者独立成属。由于中文命名的习惯,分出后的*Zabelia* (Rehder) Makino名为六道木属,而狭义的*Abelia*称之为糯米条属。

## 2 国际植物命名法规和谱系法规

在上节讨论了分支学派坚持只接受单系类群和进化学派兼容单系和并系类群,像进化学派的Sosef(1997)和Brummitt(1997)认为接受并系类群在林奈分类系统中不可避免,甚至认为它是林奈分类生来具有的。在这里我们不得不重复利用图2来解释,若D分支从C分支分裂出来,按林奈分类,这二个分类群必须是同等级;按系统发育分类所有分支都不给予等级,这也是两个系统不同之处。Brummitt (2002)还以这两个分类在阶层(hierarchy)模型上的不同,来说明林奈分类必须给予C分支和从其分出的D分支同一等级。

图3a上面表示系统发育的系统树,下面表示其Venn图,系统树的顶端者为祖先类群,由上往下,各阶层的变异性愈来愈大,但各阶层(可认为各分支)的变异是不平衡的,由于系统发育分类只承认单系,每一个单系可能包括不同等级的进化级,所以各分支内的变异是不平衡的。图3b上面表示林奈分类的系统树,下面表示其Venn图,系统树的顶端者为一个大类群内的所有分类群,由上往下,各阶层的变异性愈来愈小,直至其最先的祖先类群,但其同

一阶层(可认为分类群)的变异几乎是平衡的,因为林奈分类可以接受并系类群,并要将并系类群和分出的单系类群给予同一等级,这意味着各分类群之间和之内的变异几乎是平衡的。

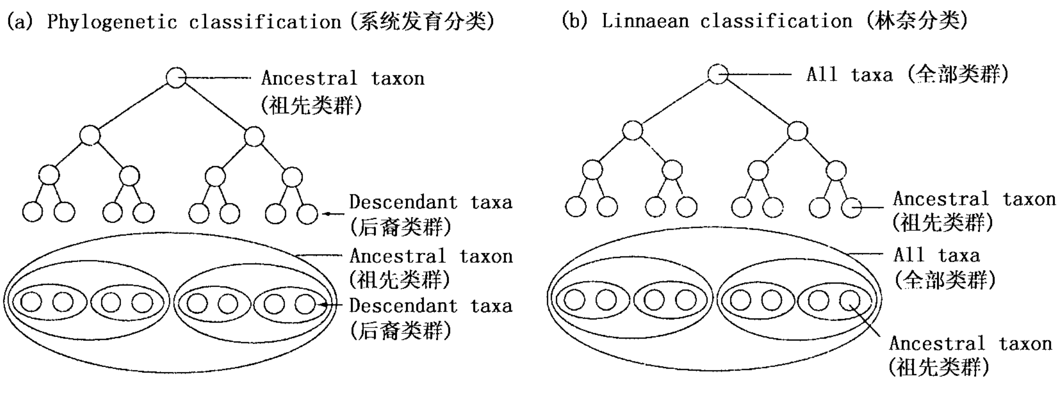



**图3** 两种分类的阶层及其相对的Venn图 (a), 示系统发育分类; (b), 示林奈分类。(从Brummitt,2002)
**Fig. 3.** Hierarchies and corresponding Venn diagrams for two classifications. (a), Phylogenetic classification; (b), Linnaean classification. (From Brummitt, 2002)

有些分支学派的学者已经认识到系统发育分类和林奈分类是两个完全不同的系统,将系统发育分析所得的结果(分支)放在林奈分类的框架内来表现是不可能的。因此提出宜抛弃依据林奈分类所制定的一切生物学命名法规(包括《国际植物学命名法规》、《国际动物学命名法规》、《国际细菌学命名法规》、《国际栽培植物命名法规》等),另拟生物学命名谱系法规(PhyloCode=A Phylogenetic Code of Biological Nomenclature),以适应系统发育分类的需要。这种思想早由Griffiths(1976)提出,后来经过Queiroz和Gauthier(1990, 1992, 1994)、Cantino等(1997)、Cantino(2000)等讨论,尤其是前两个作者的3篇论文,为制定PhyloCode奠定了理论基础,其间于1995年、1996年和1999年开了3次专题讨论会议,2000年在网上公布了一个草案,但其中不包括如何命名"种"。Cantino等(1999)虽然对"种"的命名提出13种处理方法,但都不合意,所以没有放在"草案"中。2004年7月在巴黎自然历史博物馆召开了"第一次国际系统发育命名会议",并成立"系统发育命名国际学会"(The International Society for Phylogenetic Nomenclature),选出主席(K. de Queiroz)和候任主席(President-elect, P. Cantino)以及秘书、司库、委员会成员等,还提出PhyloCode第2稿b(PhyloCode Version 2b, http://www.ohiou. edu/phylocode)。由于本稿中还尚未包括"种"如何命名,但大多数与会者赞成Dayrat等(2004)的建议,即将现行的双名的种,改成单名,保留种加词和作者名,再加上发表的年份。例如:在2004年发表的*Piper chuarense* M. A. Jaramillo & R. Callejas 变成"*chuarense* M. A. Jaramillo & R. Callejas 2004"。会议委托P. Cantino等人起草,把命名"种"的方法加入PhyloCode中。会议还决定下一次会议在2006年召开,地点可能在美国,估计届时会通过PhyloCode(Moore, 2004)。

谱系法规与林奈分类的法规最基本的不同在于,前者的名称企图要反映生物的系统发育,即所谓共同祖先的概念,而后者虽也企图将名称基于分类群的特征(即本质),但从实

际看来,目前的林奈分类法规仅仅基于命名模式和林奈系统的等级而已,并不反映进化。谱系法规对分支(实则上是系统树的一部分)命名有3种方法(图4):(1)依据分支结点的定义(node-based definition),可表述为“ 源自A和B最近共同祖先的分支 ”或“ 含有A和B最小包容的分支,可缩写成:分支(A和B);(2)依据分支基干的定义(stem-based definition),可表述为“ 比之与Z,含有A及A拥有较近共同祖先的所有类群或种的分支 ”或“ 含A而非Z的最大包容的分支 ”,可缩写成:分支(A非Z);(3)依据衍征的定义(apomorphy-based definition)可表述为“ 源自第一个与A分支拥有共有衍征M的分类群或种的分支 ”或“ 显示衍征M的最大包容的分支 ”,可缩写成:分支(M于A)(PhyloCode Version 2b, 9, 4, 1)。

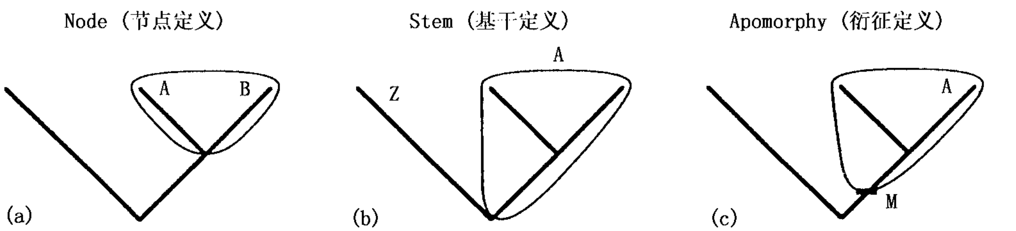



**图4** 谱系法规对分支命名的三种方法。(a), 结点定义; (b), 基干定义; (c), 衍征定义。A、B、Z、M表示分支。(从de Queiroz & Gauthier, 1992; PhyloCode Version 2b)

**Fig. 4.** Three kinds of phylogenetic definition for clade. (a), node-based definition; (b), stem-based definition; (c), apomorphy-based definition. A, B, Z and M refer to clades. (From de Queiroz & Gauthier, 1992; PhyloCode Version 2b)

高克勤和孙元林(2003)对如何应用3种分支命名方法,从动物学方面作了简要的示范(图5)。

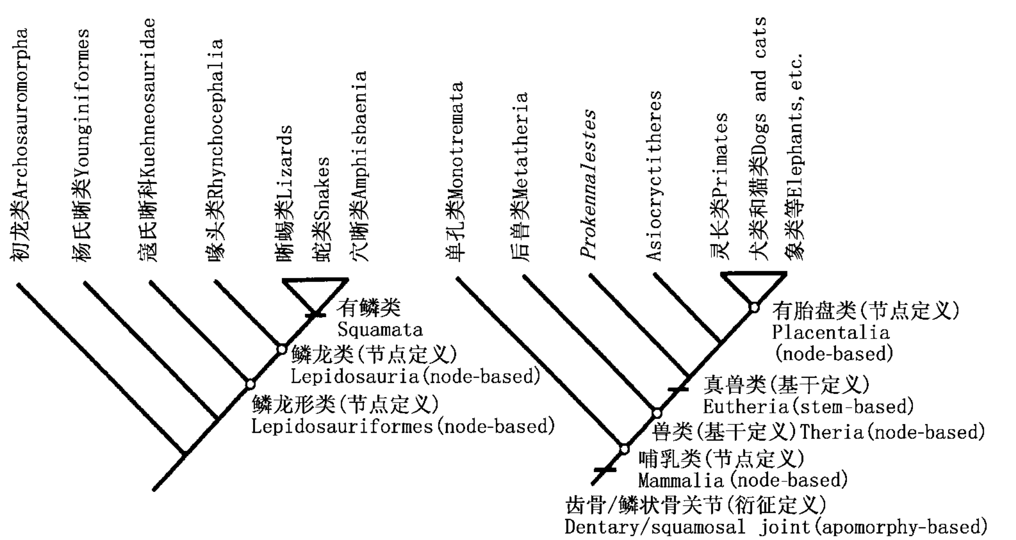



**图5** 分支图示分支定义在动物学中的应用(从高克勤和孙元林(2003))

**Fig. 5.** Cladograms showing the application of phylogenetic clade definitions in zoology. (From Gao & Sun, 2003).

(a)鳞龙形类分支和鳞龙分支都是以分支节点定义的分支;(b)3个分类群(哺乳类、兽类和有胎盘类)是以分支节点定义的分支,而真兽类是以分支基干定义的分支。真兽类的分支基干定义可表述为:由有胎盘类和任何其他与有胎盘类比与后兽类有更近祖先的分类群组成的分支。哺乳类的衍征定义可表述为:从第一个拥有与兽类有共有衍征性状的齿骨/鳞状骨关节特征的物种演化出的分支(高克勤,孙元林, 2002)。

在PhyloCode草案公布后,我们在植物学中尚未见到根据草案来命名的分支,在这里仅录Cantino等(1997)对唇形科Lamiaceae的部分命名,但由于我们对该科的分类并不熟悉,同时对PhyloCode的规则尚未完全掌握,故对他们的命名尚未得到要领,录此仅为愿意深入了解者作一参考而已。步骤如下:(1)首先经过工作得出一个合意的分支图(图6);(2)决定哪些分支值得命名,如(a)cpDNA序列的bootstrap值为≥50%,而又与基于非分子资料分析所得的分支相吻合者;(b)cpDNA序列的bootstrap值为≥70%,与基于非分子资料分析所得的分支既不支持又不冲突者;(c)cpDNA序列的bootstrap值为≥90%,与基于非分子资料分析所得分支相冲突者。根据上列分支图及可命名分支的原则,他们命名如下(为节省篇幅,仅举3个分支,均属结点命名,其他两种命名方法很少应用。)

*Labiatae* (*clade A*).—The least inclusive clade that contains *Cyclonema myricoides*, *Premna microphylla*, *Lamium purpureum*, *Prostanthera rotundifolia*, *Vitex agnus-castus, Tectona grandis*, *Callicarpa dichotoma*, *Glechoma hederacea*, *Congea tomentosa*, *Chloanthes parviflora*, *Cornutia grandiflora*, *Hymenopyramis brachiata*, *Neorapinia collina*, *Physopsis spicata*, *and Pseudocarpidium ilicifolium*. Synapomorphy: ovules attached laterally to carpel margins (illustrated by Junell, 1934). Membership: genera listed by Cantino et al. (1992).

*Teucrioideae* (*clade E*). —The least inclusive clade that contains *Clerodendrum chinense, Teucrium fruticans, Cyclonema myricoides, Aegiphila costaricensis, Amasonia campestris, Glossocarya coriacea, Huxleya linifolia, Karomia fragrans, Karomia tettensis, Peronema canescens, and Petraeovitex multiflora.* Synapomorphy: pollen exine with branched to granular columellae (illustrated by Abu-Asab and Cantino, 1992). Membership: genera assigned to Teucrioideae by Cantino et al. (1992) plus *Ajuga*.

*Clerodendrina* (*clade F*). —The least inclusive clade that contains *Caryopteris incana, Clerodendrum chinense, and Teucrium fruticans.* Membership*: Ajuga, Caryopteris, Clerodendrum* (including *Tetraclea*), *Faradaya, Oncinocalyx, Oxera, Spartothamnella, Teucridium, Teucrium,* and *Trichostema.*

自从提出PhyloCode草案以来,争论一直不断,意见纷纭。本文仅就植物学家在2000年以后,大部分在《Taxon》和《The Botanical Review》两种刊物中发表的论文,罗列如下。他们之中既有拥护者(Bremer, 2000; de Queiroz & Cantino, 2001; Lee, 2001, 2002; Monsch 2003)和反对者(Nixon & Carpenter, 2000; Stuessy, 2000, 2001; Forey, 2002; Keller et al., 2003; Kojima, 2003; Moore, 2003; Nixon et al., 2003; Jφrgensen, 2004),中间也有调和者(Langer, 2001; Berry, 2002; Stevens, 2002; Barkley, 2004a, b)。各方意见主要集中在下列几个方面:

(1) 分类群名称是否要反映系统发育？

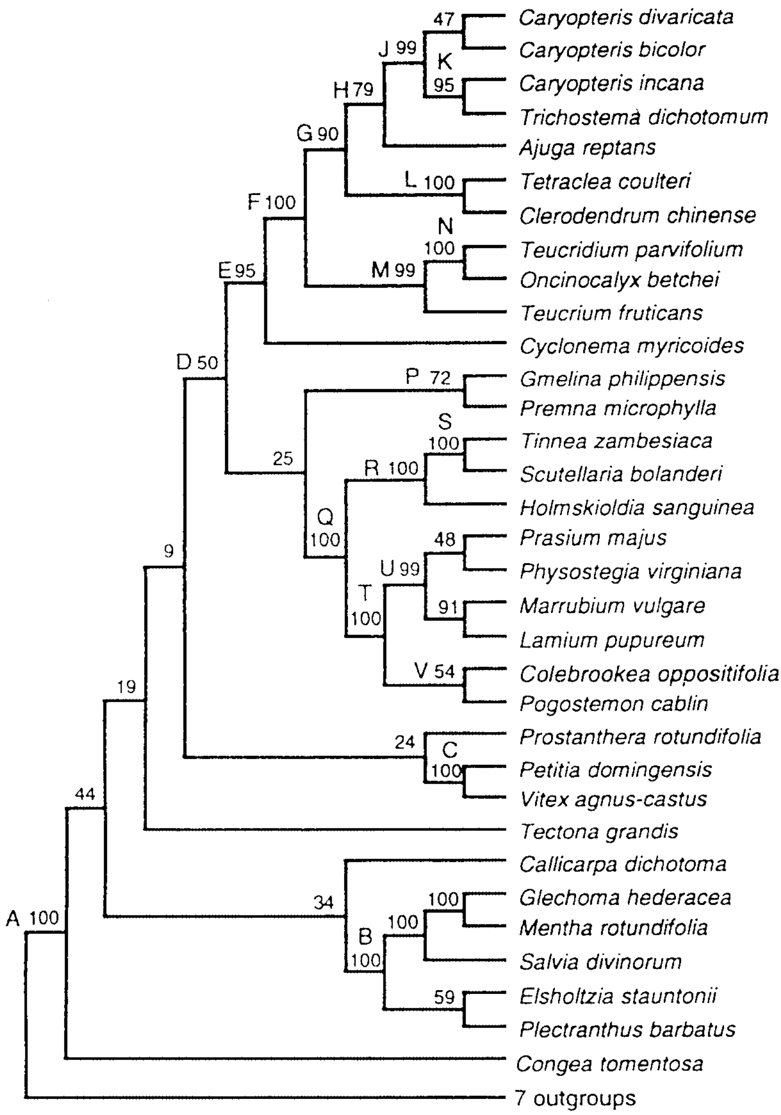



**图6** 唇形科Lamiaceae的严格一致性树,据cpDNA序列作简约分析,数字为bootstrap百分比值,英文字母代表分支 (从Cantino et al., 1997)

**Fig. 6.** Strict consensus tree of Lamiaceae from parsimony analysis of cpDNA sequence data. Numbers are bootstrap percentages. Letters represent clades. (From Cantino et al., 1997)

(2) PhyloCode声称,按其方案,一个分类群名称可达到明晰性(clarity)、唯一性(uniqueness)和稳定性(stability),这些是否能真正达到？

(3) 对“种”的双名制要否保留？

(4) PhyloCode的实用性如何？

(5) 要废弃已经使用达250年之久的林奈系统的命名法规的现实性如何？

我们在上节已明确了自己的立场,在分类中可兼容单系和并系分类群,理所当然,我们不会同意专为单系类群设计的PhyloCode。若根据PhyloCode,把在250年间积累起来的各级(甚至包括种)分类群都用分支名称来代替,它的名称又如此复杂,我们担心人们如何来进行交流。PhyloCode批评林奈分类中的名称不稳定性,分支的名称何尝不是如此！因为人们对植物系统的认识是不断深化的,其分支名称和内容也肯定随之而变化。但我们考虑到进化学派和分支学派所依据的毕竟是两个不可调和的分类模型系统,所以不反对分支学派者去继续研究系统发育系统的命名方案,他们所得结果也许可被吸收于林奈分类中。

## 3 生物学种(**biological species**)和系统发育种(**phylogenetic species**)

什么是物种？正如Mayr(1982)和Eldredge(1995)认为的那样,其定义之困难在生物学中可能没有哪一个概念可与之相比拟,其意见之相背,争论之多,至今未休(转引自Claridge等, 1997); Mayden (1997)曾列出种的概念达22个之多。本文仅对生物学种概念和近年来提出的系统发育种概念作一简要评述。

生物学种概念是在上个世纪30–40年代,随着生物系统学(biosystematics)的兴起,人们需要有一个自然的生物学单位来联系遗传学、系统学和进化生物学而提出来的。其间,Dobzhansky(1937)的《Genetics and the Origin of Species》和Mayr(1942)的《Systematics and the Origin of Species》相继出版,书名都以物种起源和遗传学或系统学来联系命名,这就是物种起源问题与遗传学和系统学问题密切联系的一个明证。Mayr(1942: 120)明确提出,种是具有真正能够或有能力相互杂交的一群自然居群,但种间是生殖隔离的。Dobzhansky也认为生物学新种起源就是生殖隔离的形成,即明显的隔离机制的起源(上述两文献均转引自Claridge等, 1997)。这个概念给当时的生物学家很大影响,因为它只需用一个生殖隔离的性状就能作为划分种的界线,确很诱人,但后来发现在植物学中未必能适用,Davis和Heywood(1963: 96–97)列举了在理论和应用上有6个困难,Stebbins(1993)非但列出了在*Vicia sativa* L.、*Quercus douglasii* Hook & Arn.等复合群中应用生物学种概念的困难,并且在*Ceanothus* L.、*Mimulus* L.等属中的应用也是不适合的。因此,主要由从研究脊椎动物得出的生物学种概念在植物学中便黯然失色。Donoghue(1985)认为一个概念宜和因果假说(theory of causation)相联系,从这方面来说,生物学种概念是有欠缺的。生物学种概念主要基于生殖隔离,而生殖隔离与形态和生态的异同未必有一定因果联系。上述*Quercus douglasii*、*Vicia sativa*等例子,说明它们在形态和生态上有了差别,但并没有生殖隔离;另一方面,许多同胞种或隐种(sibling species或cryptic species如*Gilia transmontana*复合群)和同源多倍体(autopolyploid, 如*Heuchera micrantha*复合群)的存在,又说明生殖隔离了,但形态上就未必出现差异(Gornall, 1997)。这些说明,主要的“因”(生殖隔离)未必能引出形态和生态上异同的“果”。

上世纪50年代,当生物学种的概念在四面楚歌之中,适值分支学派的兴起。其创始人Hennig (1966)认为进化的最大特征乃是物种的分裂。生物学家都承认,生物进化是由两个过程组成的。一是渐进(transformation),即随着时间的推移物种自身发生变化,但不分裂;另一则是分裂(cleavage),或称物种形成(speciation)。Hennig认为,只有分裂才是进化中最本质的过程,若仅有渐进,则生物种始终不会增多,不会有今日千变万化的生物界。并且认为

分裂一般总是一分为二,有时辐射现象(radiation)往往是由于其分裂的确切时间无法得知而造成的。基于上述理解,Hennig提出生物的分类应与“分裂”对应起来,一条传代线在两次分裂之间的一段,不管其形态上有无变异,即可以为种;或者也可说,一个母种分裂出一个子种,即使两者在形态上没有区别,也应该认为是两个种(邱占祥, 1983)。这种物种概念被进化学派者Mayr(1974)指责为完全是形式主义的(purely formalistic)。

后来的Hennig的拥护者,企图寻求最小的分类群,作为分析系统关系(phylogenetic relationship)的顶端类群(terminal taxa),并赋予种的等级,在一般文献上统称为系统发育种(phylogenetic species)。由于分支学派内一些学者对种的某些特性的偏重,这一概念可细分成3类。如Donoghue(1985)以及其他一些人倡导的自征种概念(autapomorphy species concept); Nixon和Wheeler(1990)和其他一些人主张的鉴别种概念(diagnosability species concept),以及Baum和Shaw(1995)所提出的谱系种概念(genealogical species concept)。Judd等(2002)认为一般作者都认为系统发育种是介于“网状关系”(reticulation relationships)和“各传代线分歧关系”(divergent relationships of separate lineages)之间的界面上。所谓“网状关系”是指种内个体可相互杂交而成网状;“传代线分歧关系”是指传代线分歧成种后,它们之间不再有基因交流。但这个界面常模糊不清而混淆,因此Judd等(2002)在其书中不采用“系统发育种”一名,直接采用细分的3个名称。但读者宜注意,在一般文献中仍采用“系统发育种”一名,故阅读文献时,要仔细确定该文作者采取3种中的哪一种观点。本文按3种概念简述如下。

(1)自征种概念(autapomorphy species concept):Donoghue(1985)认为只有单系类群最适合做分支分析,它是系统发育重建和研究进化过程的最好类群。它可以用自征和其他类群区别开来。至于要赋予单系类群为种的等级,则必须考虑它在形态、生态和繁殖系统和相关种的差异来决定。没有自征的类群不能成为单系类群,可称为“后种”(metaspecies), 即未解决的最小类群。如图7。

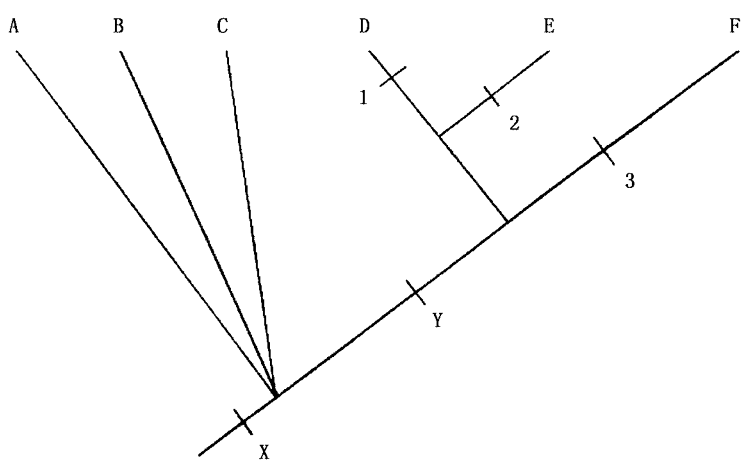



**图7** 一个单系类群的种的分支图解 1、2、3为自征,分别区别自征种D、E、F; X、Y为共有衍征; A、B、C为“后种”。(基于Donoghue,1985,略作修改)

**Fig. 7.** A cladogram of a monophyletic group of species. Autamorphies 1–3 separate autapomorphy species D, E, F respectively. X and Y are synapomorphies. A, B and C are metaspecies. (Modified from Donoghue, 1985)

(2)鉴别种概念(diagnosability species concept):Nixon和Wheeler(1990, 转引自Davis和Nixon, 1992)对特征种的定义如下: “ 在能作比较的个体中,具有特有的一组性状状态的最小居群集团(两性个体)或传代线(无性个体)。这些性状状态在种内必须是固定的(即不变异的)。人们可以采用居群集团分析法(population aggregation analysis)来界定特征种。具体操作如下。第一步,在多个居群(本例仅选二个)中,假定各选出5个个体,可以列表显示每个个体在10个性状上的有、无情况,实际上是个体和性状的一个矩阵,如表1。从表1可得出:性状1、3、8在两个居群内均固定;性状2、4、5、6、10在一个或两个居群内有而不固定;性状9在居群I无,在居群II有,表示可作为区分两个居群的性状。第二步,列出居群和性状的矩阵,如表2。从表2我们可以得出如下结论:7个居群可能区分成两个种,这两个种既有区分性状

**表1**　个体和性状的矩阵(0表示无,1表示有(在个体)或表示固定(在居群),±表示居群内有而不固定(从Davis & Nixon,1992))

**Table 1**　Matrix of individuals and attributes (Pop.=Population, Ind.=Individual; 0=absent; 1=present (in individual) or fixed (in population); ±=present but not fixed in population. (From Davis & Nixon, 1992))

| | 性状Attribute | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| 居群Pop. I | | | | | | | | | | |
| 个体Ind. 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 个体Ind. 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 个体Ind. 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 个体Ind. 4 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 个体Ind. 5 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 总结 | 1 | ± | 1 | ± | ± | 0 | 0 | 1 | 0 | ± |
| 居群Pop. II | | | | | | | | | | |
| 个体Ind. 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 个体Ind. 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 个体Ind. 3 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 个体Ind. 4 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 个体Ind. 5 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 总结 | 1 | 0 | 1 | 1 | ± | ± | ± | 1 | 1 | 1 |

**表2**　居群和性状的矩阵 (0表示无,1表示固定,±表示有而不固定(从Davis & Nixon 1992) )

**Table 2**　Matrix of populations and attributes (Pop.=Population; Sp=Species; 0=absent; 1=fixed; ±=present but not fixed. (From Davis & Nixon, 1992))

| | 性状Attribute | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| 居群Pop. 1 | 1 | ± | 1 | ± | ± | 0 | 0 | 1 | 0 | ± |
| 居群Pop.3 | ± | ± | 1 | 0 | ± | 0 | ± | 1 | 0 | 0 |
| 居群Pop.4 | ± | 1 | 1 | 0 | ± | 0 | ± | 1 | 0 | 0 |
| 居群Pop.5 | 0 | ± | 1 | 0 | ± | 0 | 0 | ± | 0 | 0 |
| 种Sp. I | ± | ± | 1 | ± | ± | 0 | ± | ± | 0 | ± |
| 居群Pop.2 | 1 | 0 | 1 | 1 | ± | ± | ± | 1 | 1 | 1 |
| 居群Pop.6 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | ± | ± | 1 | 1 |
| 居群Pop.7 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | ± | ± | 1 | ± |
| 种Sp. II | 1 | 0 | 1 | 1 | ± | ± | ± | ± | 1 | ± |

9,又有固定性状3。换言之,区分性状和固定性状缺一不可,只有区分性状而无固定性状,或只有固定性状而无区分性状,这两个种就不可能成立。Snow(1997)曾以此法,将澳大利亚的昔日承认为3个禾本科的种——*Leptochloa ciliolata* (Jedw.) S. T. Blake、*L.decipiens* (R. Br.) Stapf ex Maiden和*L. peacockii* Domin合并成一种。Davis和Goldman(1993)根据这个方法,应用同功酶(isozyme)变异,在北美禾本科*Puccinellia nuttalliana* Hitchcock复合群中,成功分析出其中2个二倍体种*P. lemmonii* Scribn.和*P. parishii* Hitchcock为系统发育种,后者现仅存2个居群,分别生长于新墨西哥州和亚利桑那州。

(3)谱系种概念(genealogical species concept):本概念由Baum和Shaw(1995)提出,他们提出谱系种(genealogical species)必须具备两个条件。(a)它是一个基本分类群(basal taxa),即本分类群不再包含其他分类群;(b)它是一个排它类群(exclusive group),即本类群内的个体之间的关系,都要比其他类群内的个体来得近缘,这是由于本类群内诸个体具最近共同祖先的等位基因之故。他们认为本概念涉及群体遗传学和系统学,是应用等位基因合并假说(coalescent theory)发展起来的基因谱系学(gene-genealogy)去描述在系统学的基本单位。这里所说的类群必须是两性的,但凡是杂交种(包括有基因渗入者introgression)或无性类群(asexual group)均不能成为谱系种。

虽然在分支学派之中,对系统发育种争论甚烈,但在分类学实际工作中却应用很少,除前列的*Leptochloa* P. Beauv.和*Puccinellia* Parl.两例之外,尚难见到其他例子。概念的争论和实际应用之间形成这样明显的对比,说明这些概念尚不成熟,在实际应用上存在诸多困难。设想一个种需要比较多少个居群？每个居群需要采集多少个个体？应用于种数较少的属或解决个别疑难的复合群,居群集团分析法尚有可能,若对种类较多的属,实难付诸实施。

众所周知,我国植物分类学研究起步较晚,近年虽大多数工作者已抛弃模式概念(type concept), 但要把确定种的界线基于居群概念上,或者基于观察大量标本上,实还有一段距离。我们认为使用模式概念方法,把模式奉为"圭臬",不在研究大量标本变异的情况下,将个别稍与模式相异的类型进行分类学研究的工作视为新的类群,这种方法应当抛弃。这里要说明的是,"模式概念"和模式方法(type method)不是一回事,后者是一种命名上的方法,凡一个分类群的名称必须取决于一个命名模式(nomenclatural type=type)(Davis & Heywood, 1963: 10)。我们目前的工作方法一般分为3个步骤。第一,在野外大量采集标本,观察和收集研究对象在形态上的变异、分布和生境、花果期、传粉等资料;在室内收集各种性状的数据(解剖、染色体、花粉、繁殖系统、分子等);研究这些收集到的性状之间的相关性和变异性,根据连续和间断的程度,将同一类者归并在一起,这个步骤称之为归类(grouping)。第二,把已归好的各类群,与其亲缘类群进行比较、权衡,给予适宜的等级,即种或其上或其下等级,这一步骤称之为赋予等级(ranking)。第三,按国际植物命名法规,给予这些类群一个正确的名称,称之为命名(naming)。我们在此推荐Davis和Heywood(1963: 22, 313–319)一书的"地理形态方法(geographical morphological method)"一节的叙述,并由其延伸出的"形态地理种概念"(morphogeographical species concept),建议细读,因为在20世纪50–60年代的传统分类学家,大都应用这个种的概念。当然这个种的概念,基本上只适用于两性、杂交不育的所谓"好种"上。科学的进步,使我们对植物各种繁育系统有了更进一步的了解,Judd等(2002: 147–150)一书中,如何应对同胞种、无融合种(agamospecies)、地理

隔离而生殖并不隔离的种(species that are geographically but not reproductively isolated)的分类问题作了简述,并且还介绍了一些分析、综合、表示、解释变异的各种软件。我们认为当今我国植物分类学工作者,宜认真参考他们提出的一些工作建议,以便早日和世界专著性工作接轨。

致谢 感谢葛颂、张大明、汪小全教授,周世良、张富民博士进行富有教益的讨论,王美林编审、高天刚、李睿琦、陈文俐博士提出宝贵意见,裴云花女士承担计算机录入打印。

## 参 考 文 献

Ashock P D. 1974. The use of cladistics. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 5: 81–99. (马黎元译. 1983. 分支系统学的用途. 见: 周明镇,张弥曼,于小波等译编. 分支系统学译文集. 北京: 科学出版社. 40–54.)

Barkley T M, DePriest P, Funk V, Kiger R W, Dress W J, Moore G. 2004. Linnaean nomenclature in the 21st century: a report from a workshop on integrating traditional nomenclature and phylogenetic classification. Taxon 53: 153–158.

Barkley T M, De Priest P, Funk V, Kiger R W, Kress W J, McNeill J, Moore G, Nicolson D H, Stevenson D W, Wheeler Q D. 2004. A review of the International Code of Botanical Nomenclature with respect to its compatibility with phylogenetic classification. Taxon 53: 159–161.

Baum D A, Shaw K L. 1995. Genealogical respectives on the species problem. In: Hoch P C, Stephenson A G eds. Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics. St. Louis: Missouri Botanical Garden. 289–303.

Berry P E. 2002. Biological inventories and the PhyloCode. Taxon 51: 27–29.

Bremer K. 2000. Phylogenetic nomenclature and the new ordinal system of the angiosperms. In: Nordenstam B, El-Ghazaly G, Kassas M eds. Plant Systematics for the 21st Century. London: Portland Press Ltd. 125–133.

Brummitt R K. 1996. In defence of paraphyletic taxa. In: van der Masen L J G, van der Burgt X M, de Medenbach van der Rooy J M eds. The Biodiversity of African Plants, Proceedings XLVth AETFAT Congress, 22–27 August 1994, Wageningen. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 371–381.

Brummitt R K. 1997. Taxonomy versus cladonomy, a fundamental controversy in biological systematics. Taxon 46: 723–734.

Brummitt R K. 2002. How to chop up a tree. Taxon 51: 31–41.

Cantino P D. 2000. Phylogenetic nomenclature: addressing some concerns. Taxon 49: 85–93.

Cantino P D, Bryant H N, de Queiroz K, Donoghue M J, Eriksson T, Hill D M, Lee M S Y. 1999. Species names in phylogenetic nomenclature. Systematic Biology 48: 790–807.

Cantino P D, Olmstead R G, Wagstaff S J. 1997. A comparison of phylogenetic nomenclature with the current system: a botanical case study. Systematic Biology 46: 313–331.

Claridge M F, Dawah H A, Wilson M R. 1997. Practical approaches to species concepts for living organisms. In: Claridge M F, Dawah H A, Wilson M R eds. Species: The Units of Biodiversity. London: Chapman & Hall. 1–15.

Cronquist A. 1987. A botanical critique of cladism. The Botanical Review 53 (1): 1–52.

Davis J I, Goldman D H. 1993. Isozyme variation and species delimitation among diploid populations of *Puccinellia nuttalliana* complex (Poaceae): Character fixation and the discovery of phylogenetic species. Taxon 42: 585–599.

Davis J I, Nixon K C. 1992. Populations, genetic variation, and the delimitation of phylogenetic species. Systematic Biology 41: 421–435.

Davis P H, Heywood V H. 1963. Principles of Angiosperm Taxonomy. Edinburgh: Oliver & Boyd.

Dayrat B, Schander C, Angielczyk K D. 2004. Suggestions for a new species nomenclature. Taxon 53: 485–491.

de Queiroz K, Gauthier J. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. Systmatic Zoology 39: 307–322.

de Queiroz K, Cantino P D. 2001. Taxon names, not taxa, are defined. Taxon 50: 821–826.

de Queiroz K, Gauthier J. 1992. Phylogenetic taxonomy. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 23: 449–480.

de Queiroz K, Gauthier J. 1994. Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. Trends in Ecology and Evolution 9 (1): 27–31.

Donoghue M J. 1985. A critique of the biological species concept and recommendation for a phylogenetic alternative. The Bryologist 88: 172–181.

Donoghue M J, Cantino P D. 1988. Paraphyly, ancestors, and the goals of taxonomy: A botanical defense of cladism. The Botanical Review 54: 107–128.

Forey P L. 1983. Introduction to cladistics. In: Zhou M-Z, Zhang M-M, Yu X-B, and others, translated and compiled. Translated Essays on Cladistics. Beijing: Science Press. 152–196. (于小波译. 分支系统学评介. 见: 周明镇,张弥曼,于小波等译编. 1983. 分支系统学译文集. 北京: 科学出版社. 152–196. P. L. Forey 博士为本书读者专门撰写的文章).

Forey P L. 2002. PhyloCode—pain, no gain. Taxon 51: 43–54.

Gao K-Q (高克勤), Sun Y-L (孙元林). 2003. Is the PhyloCode better than Linnaean system? — New development and debate on biological nomenclatural issues. Chinese Science Bulletin (科学通报) 48: 308–312.

Gornall R J. 1997. Practical aspects of the species concept in plants. In: Claridge M F, Dawah H A, Wilson M R eds. Species: The Units of Biodiversity. London: Chapman & Hall. 171–190.

Griffiths G C D. 1976. The future of Linnaean nomenclature. Systematic Zoology 25: 168–173.

Hennig W. 1965. Phylogenetic systematics. Annual Review of Entomology 10: 97–116. (陈宜瑜译. 系统发育系统学. 见:周明镇,张弥曼,于小波等译编. 1983. 分支系统学译文集. 北京:科学出版社. 1–12).

Hennig W. 1966. Phylogenetic Systematics. Urbana: University of Illinois Press.

Jφrgensen P M. 2004. Rankless names in the Code? Taxon 53: 162.

Judd W S, Campbell C S, Kellogg E A, Stevens P F, Donoghue M J. 2002. Plant Systematics: A Phylogenetic Approach. 2nd ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.

Judd W S, Sanders R W, Donoghue M J. 1994. Angiosperm family pairs: preliminary phylogenetic analyses. Harvard Papers in Botany 5: 1–51.

Keller R A, Boyd R N, Wheeler Q D. 2003. The illogical basis of phylogenetic nomenclature. The Botanical Review 69: 93–110.

Kojima J-i. 2003. Apomorphy-based definition also pinpoints a node, and PhyloCode names prevent effective communication. The Botanical Review 69: 44–58.

Langer M C. 2001. Linnaeus and the PhyloCode: Where are the differences? Taxon 50: 1091–2001.

Lee M S Y. 2001. On recent arguments for phylogenetic nomenclature. Taxon 50: 175–180.

Lee M S Y. 2002. Species and phylogenetic nomenclature. Taxon 51: 507–510.

Lu A M (路安民). 1985. Methodology of angiosperm systematics (被子植物系统学的方法论). Chinese Bulletin of Botany (植物学通报) 3 (3): 21–28.

Lu A M. 1990. A preliminary cladistic study of the superorder Lamiflorae. Botanical Journal of the Linnean Society 103: 39–57.

Mayden R L. 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: Claridge M F, Dawah H A, Wilson M R eds. Species: The Units of Biodiversity. London: Chapman & Hall. 381–424.

Mayr E. 1974. Cladistic analysis or cladistic classification? Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionforschung 12: 94–128.

Monsch K A. 2003. The use of apomorphies in taxonomic defining. Taxon 52: 105–107.

Moore G. 2003. Should taxon names be explicitly defined? The Botanical Review 69: 2–21.

Moore G. 2004. First International Phylogenetic Nomenclature Meeting. Taxon 53: 1109–1110.

Nixon K C, Carpenter J M. 2000. On the other "phylogenetic systematics". Cladistics 16: 298–318.

Nixon K C, Carpenter J M, Stevenson D W. 2003. The PhyloCode is fatally flawed, and the "Linnaean" system can easily be fixed. The Botanical Review 69: 111–120.

Nixon K C, Wheeler Q D. 1990. An amplication of the phylogenetic species concept. Cladistics 6: 211–223.

Qiu Z-X (邱占祥). 1983. Comments on Hennig "Phylogenetic Systematics" (评享尼希《系统发育分类学》). In: Zhou M-Z (周明镇), Zhang M-M (张弥曼), Yu X-B (于小波), and others, translated and compiled. Translated Essays on Cladistics (分支系统学译文集). Beijing: Science Press. 197–201.

Simpson G G. 1961. Principles of Animal Taxonomy. New York: Columbia University Press.

Snow N. 1997. Application of the phylogenetic species concept: A botanical monographic perspective. Austrobaileya 5 (1): 1–8.

Sosef M S M. 1997. Hierarchical models, reticulate evolution and the inevitability of supraspecific taxa. Taxon 46: 75–83.
Stebbins G L. 1993. Concept of species and genera. In: Flora of North America Editorial Committee ed. Flora of North America, North of Mexico. New York: Oxford University Press. 229–246.
Stevens P F. 2000. Botanical systematics 1950–2000: change, progress, or both? Taxon 49: 635–659.
Stevens P F. 2002. Why do we name organisms? Some reminders from the past. Taxon 51: 11–26.
Stuessy T F. 1990. Plant Taxonomy: The Systematic Evaluation of Comparative Data. New York: Columbia University Press.
Stuessy T F. 2000. Taxon names are not defined. Taxon 49: 231–233.
Stuessy T F. 2001. Taxon names are still not defined. Taxon 50: 185–186.
Tang Y-C (汤彦承), Li L-Q (李良千). 1994. The phytogeography of Caprifoliaceae s str. with its implications for understanding Eastern Asiatic flora. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 32: 197–218.
Tang Y-C (汤彦承), Lu A-M (路安民). 2003. Phylogeny and the “polyphyletic-polychronic-polytopic” system of classification of angiosperms—A response to Fu De-Zhi. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 41: 199–208.
van Welzen P C. 1997. Paraphyletic groups or what should a classification entail. Taxon 46: 99–103.
Zhou S-L (周世良), Funamoto T, Wen J (文军). 2004. Species relationships in *Abelia* sect. *Abelia* (Caprifoliaceae) in East Asia and verification of *A. serrata* in China: evidence from AFLP analysis. Acta Botanica Yunnanica (云南植物研究) 26: 405–412.